

Aus dem Physiologischen Institut der
Freien Universität Berlin
Direktoren: Prof. Dr. K. J. Ullrich, Prof. Dr. O. H. Gauer.

Die Reaktion einzelner Retinaneurone
auf sinusförmige
Leuchtdichtemodulation.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der
Freien Universität Berlin

1967

vorgelegt von
Rackensperger, Walter
— aus Weiskirchen



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550823_0080

Aus dem Physiologischen Institut der
Freien Universität Berlin
Direktoren: Prof. Dr. K. J. Ullrich, Prof. Dr. O. H. Gauer.

Die Reaktion einzelner Retinaneurone
auf sinusförmige
Leuchtdichtemodulation.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Rackensperger, Walter
aus Weiskirchen

Dekan: Prof. Dr. med. Hans Wolfgang SPIER

Referent: Priv. Doz. Dr. med. Otto-Joachim GRÜSSER

Korreferent: Prof. Dr. med. Hugo GASTEIGER

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin.

Promoviert am: 4.12.1967



GLIEDERUNG.

1.0 Einleitung

2.0 Methodik

2.1 Präparation der Katze

2.2 Versuchsaufbau

2.3 Auswertung

3.0 Ergebnisse

3.1 Verlauf der neuronalen Entladungsfrequenz bei niederfrequenter sinusförmiger Leuchtdichteänderung

3.11 On-Zentrum-Neuron

3.12 Off-Zentrum-Neuron

3.2 Abhängigkeit des Verlaufs der Entladungsfrequenz von der Modulationsfrequenz des Sinuslichts

3.3 Abhängigkeit der mittleren Entladungsrate von der Modulationsfrequenz des Sinuslichts

3.31 Neuronaler Frequenzgang in Abhängigkeit von der Reizfeldgröße

3.32 Neuronaler Frequenzgang in Abhängigkeit von mittlerer Leuchtdichte und Modulationsgrad

3.4 Phasenverzögerung

4.0 Diskussion

4.1 Verlauf der neuronalen Entladungsfrequenz

4.2 Neuronaler Frequenzgang

5.0 Zusammenfassung

0 EINLEITUNG

Das Sehen eines Gegenstandes ist ein sehr komplexer Vorgang. Er umfaßt die Abbildung des betreffenden Gegenstandes auf der Retina durch das optische System des Auges, die Umwandlung des Bildes in Erregungsmuster durch die Rezeptoren, die Informationsübertragung und -verarbeitung durch das neuronale Netzwerk der Retina und durch die Nervenzellen des zentralen visuellen Systems.

Es gibt zwei Methoden zur physiologischen Untersuchung der Gestaltwahrnehmung. Mit Hilfe der subjektiven sinnesphysiologischen Methode kann man das Anfangs- und das Endglied dieser Kette, den Reiz und die Wahrnehmung, messen, ist jedoch über alle dazwischen liegenden Glieder auf Vermutungen angewiesen. Die objektive neurophysiologische Methode dagegen gibt die Möglichkeit, die einzelnen Stufen der Informationsübertragung und -verarbeitung zu untersuchen, während die Gesamtleistung des Systems, das Erkennen von Gestalten, nur synthetisch aus den Einzelbefunden konstruiert werden kann.

Besondere Fortschritte der neurophysiologischen Meßmethode brachte die Entwicklung von Mikroelektroden, mit deren Hilfe die Aktionspotentiale einzelner Nervenzellen und -fasern abgeleitet und über Verstärker registrierbar gemacht wurden. Mit Hilfe dieser Methode wurden Potentiale von den verschiedenen Stufen des visuellen Systems abgeleitet: die Generatorpotentiale der Rezeptoren, Aktionspotentiale von Bipolarzellen, von Ganglienzellen der Retina, von Fasern des Tractus opticus, aus dem Corpus geniculatum laterale und aus dem visuellen Cortex.

Nachdem es ADRIAN und MATTHEWS (1927, 1928) gelungen war, Summenpotentiale aus dem Tractus opticus zu registrieren, leitete HARTLINE (1938) als erster die Aktionspotentiale einzelner Fasern des Nervus opticus des Frosches (*Rana*

catesbiana) ab. Er fand, daß sich eine Nervenfasern nur von einem begrenzten Bezirk der Retina durch Lichtreize beeinflussen ließ. Er nannte diesen Bezirk "rezeptives Feld" der betreffenden Faser. HARTLINE stellte fest, daß Fasern der gleichen Retina verschiedene Reaktionstypen zeigten. Er beschrieb drei Gruppen von Fasern. Die erste Gruppe reagierte auf den Beginn des Lichtreizes mit einer hochfrequenten Serie von Impulsen, der bei anhaltender Beleuchtung Entladungen niedriger Frequenz folgten. Bei "Licht aus" hörten diese Neurone auf zu entladen ("On-Neurone"). Eine zweite Gruppe zeigte Entladungen entweder zu Beginn oder zu Ende des Lichtreizes, während bei länger anhaltender Belichtung keine Impulse zu erhalten waren ("On-Off-Neurone"). Eine dritte Gruppe schließlich reagierte nur auf das Ausschalten des Lichts mit einer Entladungsfolge ("Off-Neurone").

KUFFLER (1953) untersuchte die rezeptiven Felder der Katzenretina mit kleinen Lichtpunkten. Er stellte fest, daß jedes dieser Felder eine antagonistische Organisation aufwies. Projizierte man einen Lichtpunkt in das Zentrum des rezeptiven Feldes eines On-Neurons, so erhielt man eine Zunahme der Entladungsrate bei "Licht an"; projizierte man einen solchen Lichtpunkt aber in die Peripherie dieses rezeptiven Feldes, so wurde das Neuron bei "Licht an" gehemmt und reagierte mit einer Steigerung der Entladungsrate bei "Licht aus". Die rezeptiven Felder der Off-Neurone verhielten sich umgekehrt. Ein Lichtreiz im Zentrum des rezeptiven Feldes führte bei "Licht an" zu einer Hemmung, bei "Licht aus" zu einer Erregung der Faser; dagegen verursachte ein Lichtpunkt in der Peripherie des rezeptiven Feldes Erregung der Faser bei "Licht an", Hemmung bei "Licht aus".

GRÜSSER (1957, 1960), MOTOKAWA und Mitarbeiter (1957) und BROWN und WIESEL (1958) erhielten bei Mikroelektrodenableitungen aus der Rezeptorschicht auf einen Lichtreiz nur gleichartige,

langanhaltende sogenannte "Generatorpotentiale". Dem Phänomen der rezeptiven Felder müssen also Erregungs- und Hemmungsvorgänge im neuronalen Netzwerk der Retina zugrunde liegen. Die Untersuchung dieser Prozesse ist deswegen interessant, weil es sich bei der Retina um einen vorgeschobenen Hirnteil handelt, dessen Struktur man gut kennt. Aus den Mechanismen der Informationsübertragung und -verarbeitung in der Retina kann man auf analoge Mechanismen in anderen Teilen des Gehirns schließen.

Die vorliegende Arbeit teilt neue Befunde über die Informationsverarbeitung in der Retina mit. Zur Reizung wurden sinusförmig modulierte Lichtreize benutzt, die sich zur Untersuchung der Übertragungseigenschaften eines Systems dann am besten eignen, wenn mathematisch durch eine lineare Approximation das Systemverhalten beschreibbar ist.

Es wurde untersucht:

- 1.) der Verlauf der momentanen Entladungsfrequenz bei langsamer sinusförmiger Leuchtdichteänderung
- 2.) die Abhängigkeit der mittleren Entladungsrate und der Latenzzeit von der Modulationsfrequenz des Sinuslichts
- 3.) der Einfluß der räumlichen Verteilung der Lichtreize auf die neuronale Reaktion.

2.0 METHODIK

2.1 Präparation der Katze

Als Versuchstiere dienten 16 Katzen. Die Tiere erhielten zunächst eine intraperitoneale Barbituratnarkose (Nembutal). In die Vena femoralis wurde ein Kunststoffkatheter eingeführt, durch den weiterhin Nembutal in Erhaltungsdosen gegeben wurde. Als nächstes legten wir eine Trachealkanüle, um die während des Versuchs curarisierte Katze künstlich zu beatmen. Schließlich wurde das Schädeldach freigelegt, an den Ossa parietalia zwei Löcher von ca. 1 cm Durchmesser gebohrt und vorsichtig die Dura entfernt. Die Löcher wurden, um Pulsationen des Gehirns zu verhindern, mit Agar bedeckt.

2.2 Versuchsaufbau (Abb. 1)

Der Kopf des Tieres wurde in einem Kopfhalter, der auf einem schweren Metalltisch befestigt war, unbeweglich eingespannt. Die Katze befand sich in einem schwarzen, elektrisch abgeschirmten Raum. Durch einen Tubus sah sie mit einem Auge auf eine 50 cm entfernte, 50 mal 50 cm große Transparentpapierfläche, auf die verschiedene Lichtmuster projiziert wurden. Das Auge wurde mit einer Spezialklammer oder mittels zweier an den Lidern befestigter Fäden offengehalten und während des Versuchs regelmäßig mit einer der Tränenflüssigkeit isotonen Kochsalzlösung gespült. Die Pupille wurde durch Einträufeln von Physostigmin verengt. Durch ca. halbstündliche Injektion von Curare wurden Augenbewegungen ausgeschaltet. Das Tier wurde mit Hilfe einer Atempumpe künstlich beatmet.

Zur Lichtprojektion dienten drei Xenon-Hochdruck-Lampen, deren Leuchtdichte durch Graufilter variiert wurde. Durch einen im Strahlengang befindlichen, elektronisch gesteuerten Verschluss konnten an einer dieser Lampen rechteckige Lichtreize von

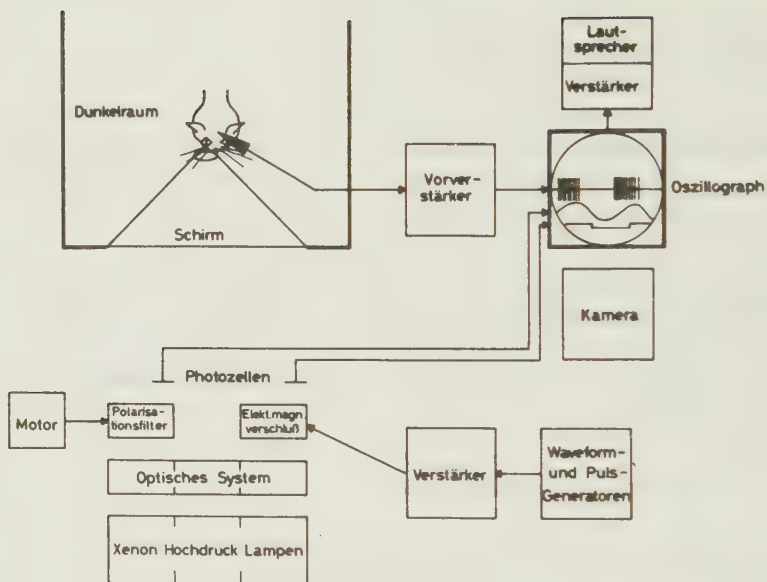


Abb. 1 Versuchsanordnung.

variabler Frequenz und Dauer erzeugt werden. Die Leuchtdichte der zweiten Lampe wurde durch zwei Polarisationsfilter, von denen eines sich mit stufenlos einstellbarer Geschwindigkeit gegen das zweite drehte, sinusförmig moduliert. Diese Apparatur erlaubte die Herstellung von Sinuslicht im Frequenzbereich von 0,5 bis 30 Hertz. Ebenfalls in den Strahlengang gebracht wurden Diapositive, mit deren Hilfe verschiedene Lichtmuster auf den Schirm projiziert wurden. Die dritte Lampe diente zur Belichtung des Hintergrunds.

Für die Beschreibung des Lichtreizes wurden folgende Bezeichnungen verwendet (Abb. 2): Die mittlere Leuchtdichte (L_0) errechnet sich aus der maximalen und minimalen Leuchtdichte des Sinuslichts nach der Formel $(L_{\max} + L_{\min})/2$. Sie wird in Apostilb (asb) angegeben. Der Modulationsgrad (m) ist eine dimensionslose Zahl und wird in Prozent angegeben. Wir verstehen darunter den Quotienten aus $(L_{\max} - L_{\min}) / (L_{\max} + L_{\min})$. Mit dem Begriff absolute Amplitude bezeichnen wir das Produkt aus mittlerer Leuchtdichte und Modulationsgrad, mL_0 . Die absolute Amplitude wird in Apostilb angegeben.

Unsere Versuchsanordnung bot zwei Möglichkeiten, die Leuchtdichte des Sinuslichts zu verändern. Durch Verschieben von Graufiltern vor die Sinuslichtquelle konnte die mittlere Leuchtdichte variiert werden, dabei blieb der Modulationsgrad konstant. Wurde mit Hilfe der zweiten Lampe ein konstanter Lichtreiz auf den Sinuslichtreiz projiziert, dann änderte sich sowohl die mittlere Leuchtdichte als auch der Modulationsgrad, während die absolute Amplitude konstant blieb.

Im Strahlengang zweier Lampen befand sich je eine Photozelle, die über Verstärker mit einem Oszillographen verbunden war und zur Registrierung der Lichtreize diente.

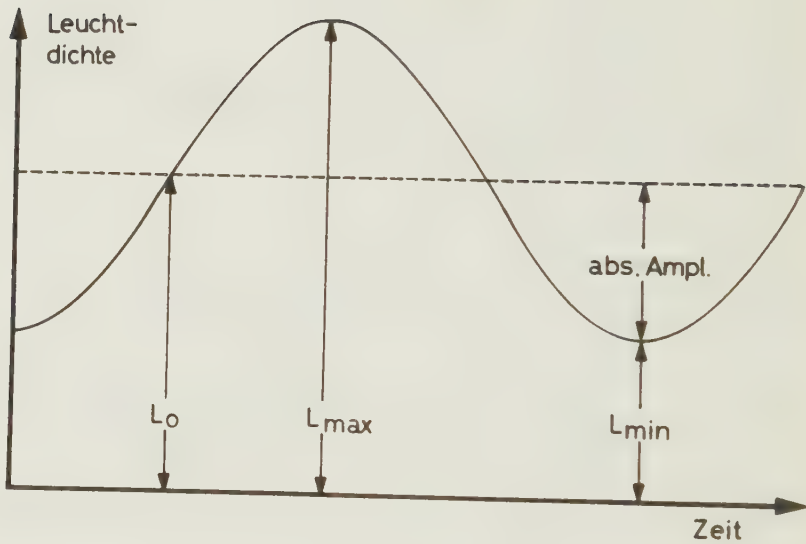


Abb. 2 Schematische Darstellung der Reizparameter.

Erläuterung siehe Text.

Abgeleitet wurden die Aktionspotentiale einzelner Fasern des Tractus opticus der Katze. Mit einem Mikromanipulator wurde eine elektrolytisch angespitzte Wolframmikroelektrode (HUBEL 1957) mit einem Spitzendurchmesser von unter einem Mikron in den Tractus opticus eingestochen. Die Aktionspotentiale wurden über einen Vorverstärker auf einem Oszillographen sichtbar gemacht und mit einer TÖNNIES Filmkamera mit einer Geschwindigkeit von 10 cm sec^{-1} kontinuierlich registriert, zusammen mit den auf dem gleichen Oszillographen aufgezeichneten Lichtreizen.

Eine schematische Darstellung der Versuchsanordnung zeigt Abb. 1.

2.3 Auswertung

Es wurden verschiedene Verfahren der Auswertung angewandt. Zur Darstellung des Verlaufs der momentanen Entladungsfrequenz wurden jeweils für 5 - 10 Sinuslichtperioden der gleichen Frequenz die Entladungen in 50 msec Intervallen ausgezählt. Der Mittelwert dieser Zahlen wurde umgerechnet in Entladungen pro Sekunde und auf der Ordinate abgetragen. Auf der Abszisse wurde, um Kurven für verschiedene Frequenzen vergleichen zu können, nicht die Zeit in msec, sondern die Reizphase in π angegeben.

Bei den Untersuchungen zur Abhängigkeit der mittleren Entladungsrate von der Reizfrequenz wurden bei Frequenzen unter 10 sec^{-1} die Entladungen pro Sinuslichtperiode für 5 - 10 Perioden ausgezählt, ein Mittelwert gebildet, und dieser wurde in Entladungen pro Sekunde umgerechnet. Bei Frequenzen über 10 sec^{-1} wurden die Entladungen pro Sekunde ausgezählt.

Unter Phasenverzögerung versteht man die Verzögerung des Maximums der Reaktion gegenüber dem Maximum des Reizes. Wir haben bei einem Neuron die Verzögerung des Maximums bestimmt.

In der Regel wurden aber die Latenzzeiten gemessen, und zwar sowohl die Latenz der Erregung als auch die Latenz der Hemmung. Diese Werte wurden als Maß für die Phasenverschiebung benutzt. Beim On-Zentrum-Neuron verstehen wir unter Erregungslatenz die Zeit vom Punkt der geringsten Leuchtdichte bis zum Auftreten der ersten Entladung, unter Hemmungslatenz die Zeit vom Punkt der größten Leuchtdichte bis zur letzten Entladung. Aus Gründen der Meßgenauigkeit und der Übersichtlichkeit der Darstellung haben wir aber die Hemmungslatenz ebenfalls vom Punkt der minimalen Leuchtdichte an gemessen. Die Werte wurden in Winkelgrad aufgetragen, so daß man die eigentliche Hemmungslatenz leicht durch Abziehen von 180 Grad von unserem gemessenen Wert erhält. Beim Off-Zentrum-Neuron wurden beide Werte vom Punkt der maximalen Leuchtdichte an gemessen.

3.0 ERGEBNISSE

3.1 Verlauf der momentanen Entladungsfrequenz bei niederfrequenten sinusförmiger Leuchtdichteänderung

Bisher wurden bei Mikroelektrodenableitungen aus der Netzhaut und dem Tractus opticus hauptsächlich Rechteckreize benutzt. Diese Lichtreize führten bei allen untersuchten Neuronen bei Belichtung des Feldzentrums zu initialen hochfrequenten Impulssalven, bei On-Zentrum-Neuronen zu Beginn, bei Off-Zentrum-Neuronen am Ende des Lichtreizes. GRÜSSER und RABELO (1958) sowie GRÜSSER und GRÜTZNER (1958) haben sehr kurze Lichtblitze als Reize benutzt. Sie registrierten als Folge eines Lichtblitzes mehrere von Entladungspausen unterbrochene Impulssalven. Diese Entladungsmuster lassen darauf schließen, daß sich in der Retina Erregungs- und Hemmungsvorgänge mit verschiedener zeitlicher Dauer abspielen. Um über diese Vorgänge Aussagen machen zu können, haben wir sinusförmige Lichtreize benutzt, die es ermöglichten, die Steilheit der Leuchtdichtezunahme und der Leuchtdichteabnahme zu verändern.

3.11 On-Zentrum-Neurone

Die untersuchten On-Zentrum-Neurone zeigten bei Belichtung des Zentrums ihres rezeptiven Feldes folgende typische Reaktion: die mittlere Entladungsrate stieg bei zunehmender Leuchtdichte sehr rasch an, erreichte ein Maximum und fiel mit dunkler werdendem Licht langsam wieder ab. Diese Verhältnisse zeigt die ausgezogene Kurve der Abbildung 3.

Projiziert man in das Zentrum des rezeptiven Feldes einen konstanten Lichtpunkt und belichtet die Feldperipherie mit sinusförmig modulierter Leuchtdichte, dann erhält man eine typische "off-Reaktion": die Faser, die bei Belichtung des Feldzentrums

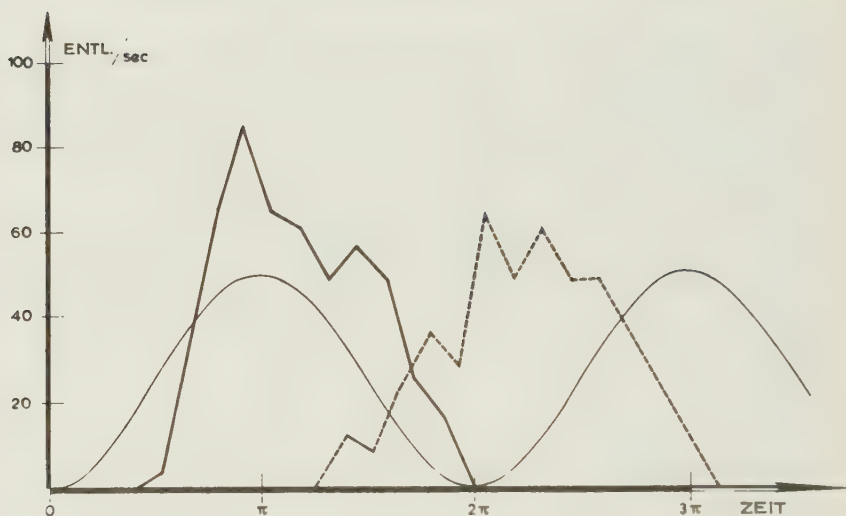


Abb. 3 Verlauf der Entladungsfrequenz eines On-Zentrum - Neurons bei Belichtung der Peripherie und des Zentrums seines rezeptiven Feldes.

Die dünn gezeichnete Kurve gibt die Leuchtdichteänderung wieder. Zunächst wurde das Feldzentrum mit einem punktförmigen Lichtreiz ($d = 1,5^\circ$, $L_0 = 18,7$ asb, $m = 97\%$) sinusförmig belichtet. Anstieg und Abfall der mittleren Entladungsrate werden durch die dick ausgezogene Kurve angegeben. Die gestrichelte Kurve gibt die Reaktion des Neurons auf sinusförmige Belichtung der Feldperipherie wieder. Benutzt wurde ein ringförmiger Lichtreiz (Innendurchmesser $d_I = 2,3^\circ$, Außendurchmesser $d_A = 5,8^\circ$, $L_0 = 18$ asb, $m = 97\%$). Das Feldzentrum wurde konstant belichtet ($1,5^\circ$, 67 asb). Die Leuchtdichte des Hintergrunds betrug $0,7$ asb, die Dauer einer Sinuslichtperiode 750 msec.

mit Entladungen bei zunehmender Leuchtdichte reagierte, entlädt jetzt bei dunkler werdendem Licht. Das Entladungsmuster verhält sich spiegelbildlich zu dem bei zentraler Belichtung des rezeptiven Feldes: die Entladungsrate steigt flach an, um bei zunehmender Leuchtdichte steil wieder abzufallen (Abbildung 3, gestrichelte Kurve).

Abbildung 4 zeigt ein Beispiel für die Interaktion von Zentrum und Peripherie des rezeptiven Feldes. Die Leuchtdichte in der Peripherie wurde sinusförmig moduliert, während in das Zentrum ein konstanter Lichtpunkt projiziert wurde. Die Leuchtdichte dieses Punktes hatte, wie die Abbildung zeigt, einen deutlichen Einfluß auf die Reaktion des Neurons. (Die Asymmetrie der Reaktion ist vor allem in Kurve 3 sehr deutlich.)

Mit abnehmender Leuchtdichte des Feldzentrums verschiebt sich die Reaktion mehr nach rechts, entspricht also in ihrer Zuordnung zur Leuchtdichtemodulation mehr einer on-Reaktion. Dieses Phänomen läßt sich durch die von BARLOW und Mitarbeitern (1957) beschriebene Änderung des rezeptiven Feldes in Abhängigkeit von der Adaption erklären. Das Feldzentrum vergrößert sich mit abnehmender Leuchtdichte. Durch den ringförmigen Lichtreiz werden infolgedessen auch zentrale Teile des rezeptiven Feldes erregt, die die beschriebene Phasenverschiebung verursachen.

Bezieht man die Entladungsmuster auf den Verlauf der Leuchtdichte, so zeigt sich folgendes: Sowohl bei Belichtung des Zentrums als auch bei Belichtung der Peripherie des rezeptiven Feldes entspricht der steile Teil der Entladungskurve der Leuchtdichtezunahme, der flache Teil der Leuchtdichteabnahme. Anders formuliert: Leuchtdichteabnahme führt im Zentrum des rezeptiven Feldes zu Erregung, in der Peripherie zu Hemmung des Neurons, beide Prozesse verlaufen mit kurzer Zeitkonstante; Leuchtdichteabnahme verursacht im Zentrum Hemmung, in der Peripherie Erregung, beides mit langer Zeitkonstante.

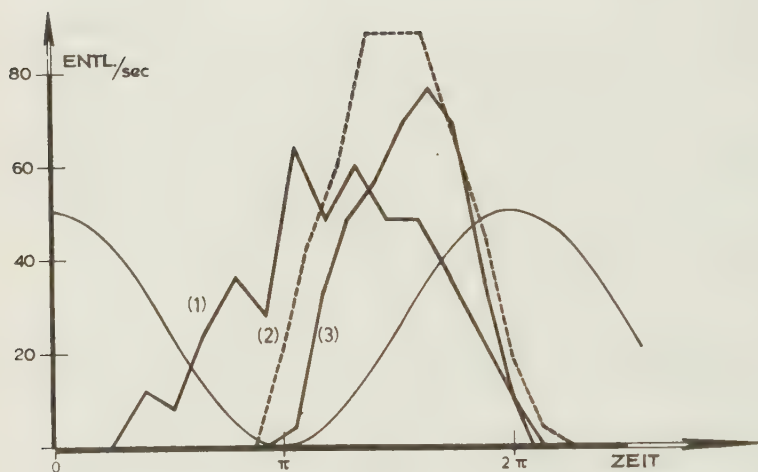


Abb. 4 Reaktion eines On-Zentrum-Neurons auf sinusförmige Belichtung der Peripherie seines rezeptiven Feldes bei konstanter Belichtung seines Feldzentrums mit variabler Leuchtdichte (gleiches Neuron wie Abb. 3).

Ein ringförmiger Lichtreiz ($d_I = 2,3^\circ$, $d_A = 5,8^\circ$, $L_0 = 18,7$ asb, $m = 97\%$) wurde in die Peripherie des rezeptiven Feldes eines On-Zentrum-Neurons projiziert. Das Feldzentrum wurde mit einem Lichtpunkt ($1,5^\circ$) konstant belichtet. Die Leuchtdichte dieses Punktes betrug für Kurve (1) 68 asb, für Kurve (2) 18 asb, für Kurve (3) 9 asb. Die Leuchtdichte des Hintergrunds betrug 0,7 asb.

Zwei Originalabbildungen veranschaulichen nochmals die dargestellten Ergebnisse. Abbildung 5 zeigt die Reaktion eines On-Zentrum-Neurons auf verschiedene Reizformen und -muster. Abbildung 6 stellt die Interaktion von Feldzentrum und -peripherie eines On-Zentrum-Neurons dar. In der ersten Reihe wird lediglich das Zentrum des rezeptiven Feldes sinusförmig belichtet. In Reihe 2 wird zusätzlich die Peripherie konstant belichtet. (siehe Photozellregistrierung). Es tritt eine starke Hemmung des Neurons auf. 12 Sekunden später (Reihe 3) ist die anfänglich starke Hemmung auf ein geringeres Maß zurückgegangen, im Vergleich zur ersten Ableitung ist aber eine deutliche Abnahme der mittleren Entladungsrate festzustellen.

In den drei folgenden Ableitungen wurde die Peripherie des rezeptiven Feldes sinusförmig belichtet, in der ersten Ableitung die Peripherie allein. Wir erhielten eine "on-Reaktion", die darauf zurückzuführen sein dürfte, daß die Größe des Feldzentrums bei Änderung der Leuchtdichte verschieden ist und wir mit diesem Muster auch zentrale Teile des rezeptiven Feldes reizen. In Reihe 5 wurde zusätzlich das Feldzentrum konstant belichtet. Es tritt zunächst eine starke Erregung auf, die durch das Sinuslicht in der Peripherie modifiziert wird. Die mittlere Entladungsrate nimmt bei abnehmender Leuchtdichte zu und wird bei zunehmender Leuchtdichte geringer. In Reihe 6, sechs Sekunden nach Beginn des zentralen Reizes, wird der Einfluß der Peripherie auf das Entladungsmuster noch deutlicher. Die Erregung durch "Licht an" im Feldzentrum ist verschwunden; das Neuron reagiert auf Dunklerwerden der Peripherie mit Erregung.

3.12 Off-Zentrum-Neurone

Off-Zentrum-Neurone reagieren bei Belichtung ihres rezeptiven Feldzentrums, wie von KUFFLER beschrieben, mit Erregung bei "Licht aus" und mit Hemmung bei "Licht an". Diese Reaktion erhalten wir auch bei sinusförmiger Leuchtdichteänderung. Der

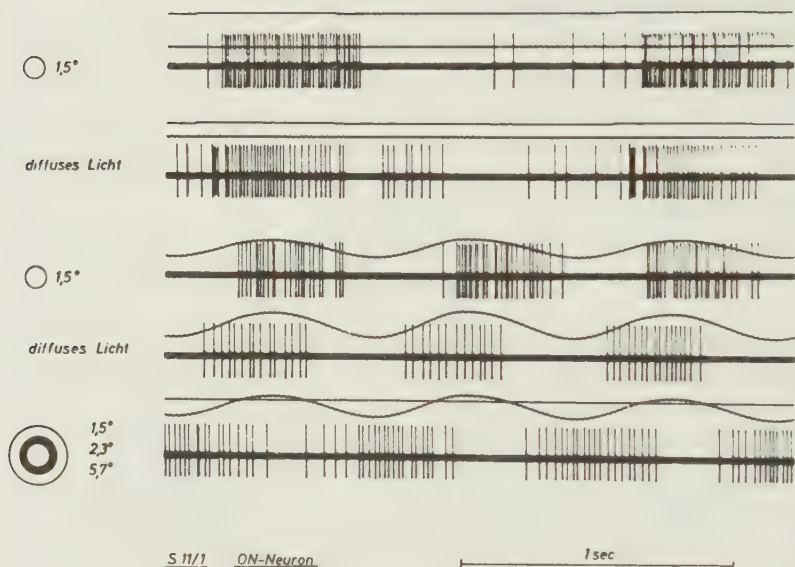


Abb. 5 Originalabbildung der Reaktion eines On-Zentrum-Neurons auf Rechteckreize und Sinuslichtreize verschiedener Form (gleiches Neuron wie Abb. 3 und 4).

Die Linien über den Ableitungen zeigen jeweils den durch Photozellen registrierten Verlauf der Leuchtdichte.

Reihe 1: punktförmiger Rechteckreiz im Feldzentrum (68 asb)

Reihe 2: diffuser Rechteckreiz (68 asb)

Reihe 3: punktförmiger Sinuslichtreiz ($L_0 = 18,7$ asb, $m = 97\%$) im Feldzentrum

Reihe 4: diffuses Sinuslicht ($L_0 = 18,7$ asb, $m = 97\%$)

Reihe 5: sinusförmige Belichtung der Feldperipherie mit einem ringförmigen Lichtreiz ($L_0 = 28,7$ asb, $m = 98\%$) bei konstanter Belichtung des Feldzentrums (68 asb).

Die Leuchtdichte des Hintergrunds betrug 0,7 asb.

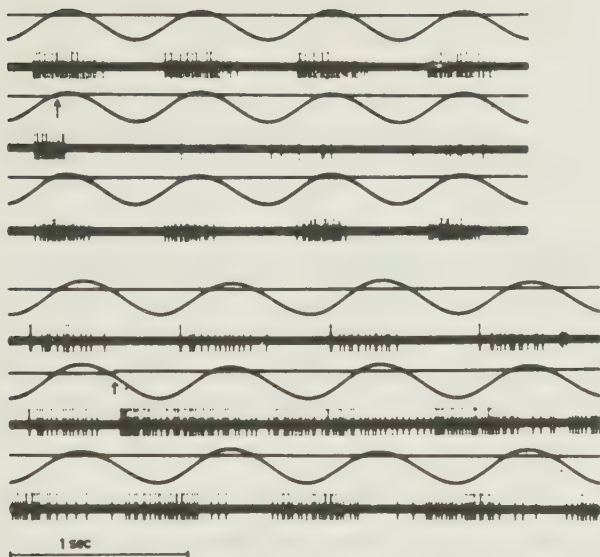


Abb. 6 Interaktion von Zentrum und Peripherie des rezeptiven Feldes eines On-Zentrum-Neurons.

Die erste Ableitung zeigt die Reaktion des Neurons auf sinusförmige Belichtung seines Feldzentrums mit einem punktförmigen Lichtreiz von $1,5^\circ$ Durchmesser. In der zweiten Ableitung wurde zusätzlich die Peripherie belichtet (siehe Pfeil und Photozellregistrierung). Der Innendurchmesser des Lichttringes betrug $6,5^\circ$, der Außendurchmesser 13° . Die dritte Ableitung zeigt die Reaktion des Neurons auf das gleiche Reizmuster 12 sec nach Einschalten des peripheren Lichtreizes.

Für die folgenden drei Ableitungen wurde das Reizmuster umgekehrt. In Ableitung 4 wurde die Feldperipherie mit dem oben beschriebenen Ring sinusförmig belichtet. In Ableitung 5 wurde zusätzlich der Lichtpunkt im Feldzentrum eingeschaltet (Pfeil). Ableitung 6 zeigt die Reaktion des Neurons auf das gleiche Reizmuster 6 sec nach Beginn der Belichtung des Feldzentrums.

Verlauf der Entladungsfrequenz ist typisch: langsamer Anstieg bei abnehmender Leuchtdichte, schneller Abfall bei Hellerwerden des Lichts (Abbildung 7, untere Kurve). Dieser Verlauf der Entladungsfrequenz entspricht demjenigen, den man bei sinusförmiger Belichtung der Peripherie des rezeptiven Feldes eines On-Zentrum-Neurons erhält.

Wird die Leuchtdichte in der Peripherie des rezeptiven Feldes eines Off-Zentrum-Neurons sinusförmig moduliert, dann entspricht der Verlauf der Entladungsfrequenz dem bei zentraler Belichtung des rezeptiven Feldes eines On-Zentrum-Neurons. Die Entladungsrate steigt bei zunehmender Leuchtdichte steil an, um bei abnehmender Leuchtdichte langsam wieder abzufallen (Abbildung 7, obere Kurve).

Ein weiteres Beispiel für die Interaktion von Erregung und Hemmung zeigt Abbildung 8. Das rezeptive Feld eines Off-Zentrum-Neurons wurde mit Reizpunkten zunehmender Größe sinusförmig belichtet. Die mittlere Entladungsrate nimmt zunächst zu bis zu einer Punktgröße von 1,8 Grad, nimmt bei einer Punktgröße von 2,6 Grad merklich wieder ab, um dann langsam bei abnehmender Latenzzeit mit steigendem Durchmesser des Reizpunktes wieder zuzunehmen. Dieses Verhalten läßt sich folgendermaßen erklären: Zunächst ist das Feldzentrum nicht voll ausgeleuchtet, und eine Vergrößerung des Lichtreizes führt zu einer Erregungszunahme. Wird zusätzlich die Peripherie belichtet, treten verstärkt inhibitorische Prozesse auf, die zunächst zu einer Abnahme der mittleren Entladungsrate führen. Die Zunahme der mittleren Entladungsrate bei weiterer Vergrößerung des Lichtreizes läßt sich mit dem KUFFLERSchen Modell des rezeptiven Feld nicht erklären. Eine mögliche Ursache sind Desinhibitionsprozesse, wie sie von HARTLINE und RATLIFF (1957) am Limulusauge nachgewiesen wurden.

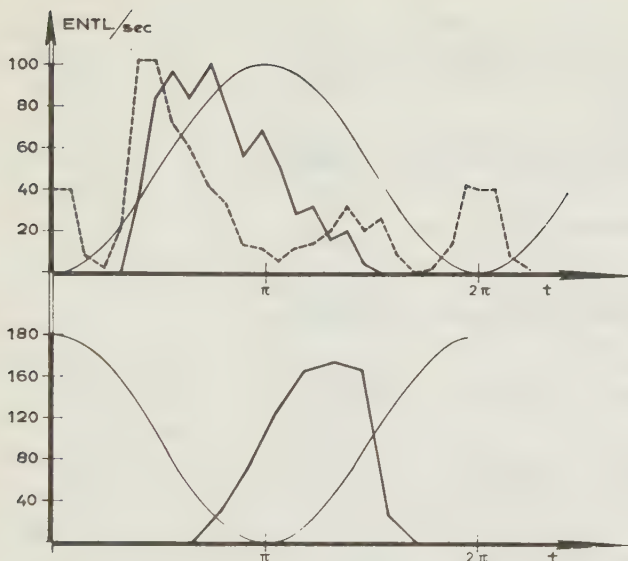


Abb. 7 Verlauf der Entladungsfrequenz zweier Off-Zentrum-Neurone bei sinusförmiger Belichtung der Peripherie und des Zentrums des rezeptiven Feldes.

Unterer Teil: Ein punktförmiger Lichtreiz ($1,5^\circ$) wurde in das Feldzentrum eines Off-Zentrum-Neurons projiziert und mit einer Frequenz von 1,3 Hz sinusförmig moduliert.

Oberer Teil: Die Feldperipherie eines anderen Off-Zentrum-Neurons wurde mit einem ringförmigen Lichtreiz ($d_I = 5,4^\circ$, $d_A = 14,5^\circ$, $L_0 = 27$ asb, $m = 100\%$) sinusförmig belichtet (gestrichelte Kurve). Die Reizfrequenz betrug 0,8 Hz. Die ausgezogene Kurve erhielten wir bei zusätzlicher konstanter Belichtung des Feldzentrums mit einem punktförmigen Lichtreiz ($4,8^\circ$, 108 asb).

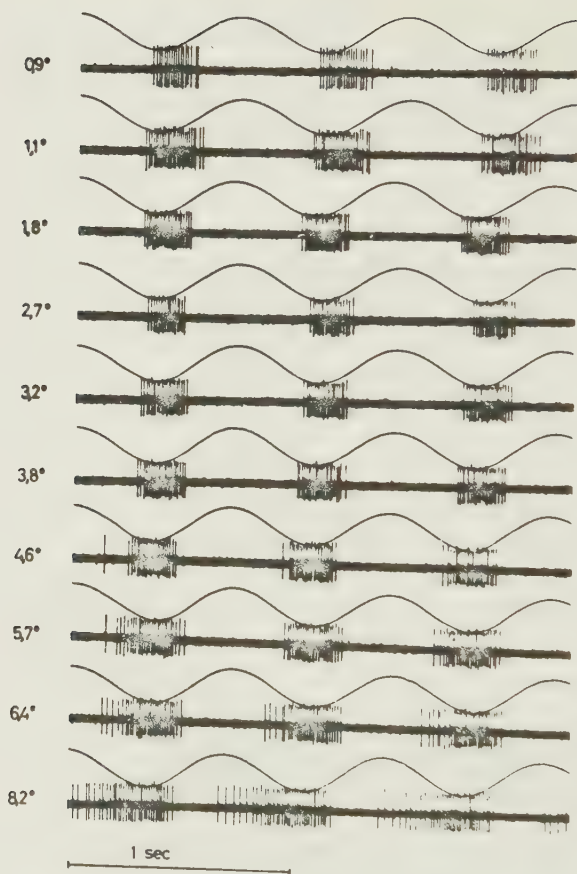


Abb. 8 Reaktion eines Off-Zentrum-Neurons auf punktförmige Lichtreize verschiedener Größe.

Es wurden Lichtreize verschiedener Größe in das rezeptive Feld eines Off-Zentrum-Neurons projiziert. ($L_0 = 36,3$ asb, $m = 94\%$, Hintergrund 2,3 asb). Der Durchmesser des Lichtreizes ist jeweils am linken Rand der zugehörigen Ableitung angegeben. Die Sinuskurven geben den Verlauf der mit einer Photozelle registrierten Leuchtdichte an. Die Modulationsfrequenz des Sinuslichts betrug 1,4 Hz.

Ein Vergleich der Reaktion von On- und Off-Zentrum-Neuronen auf sinusförmige Leuchtdichtemodulation ergibt: der Verlauf der Reaktion eines der beiden Neuronensysteme auf Belichtung seines Feldzentrums entspricht der Reaktion des antagonistischen Systems auf Belichtung der Peripherie. Dieser Befund läßt darauf schließen, daß laterale Erregung und Hemmung durch Neurone des antagonistischen Systems übertragen werden.

3.2 Abhängigkeit des Verlaufs der Entladungsfrequenz von der Modulationsfrequenz des Sinuslichts

Bisher wurde die Reaktion der Opticusneurone auf Sinuslicht sehr niedriger Frequenzen besprochen. Die folgenden Abbildungen (9, 10) zeigen für je ein On- und ein Off-Zentrum-Neuron die Veränderung des Reaktionsmusters bei Änderung der Modulationsfrequenz des Sinuslichts. Die zu jeder Kurve gehörende Dauer der Sinuslichtperiode ist in Millisekunden neben der Ordinate angegeben. Ein Maßstab für die mittlere Entladungsrate befindet sich auf der rechten Seite der Zeichnung.

Ein Vergleich der Kurven ergibt:

- 1.) Die bereits beschriebene Asymmetrie der neuronalen Reaktion verliert sich mit zunehmender Reizfrequenz; bei einer Reizfrequenz von 5 sec^{-1} sind Anstieg und Abfall der mittleren Entladungsrate nahezu gleich steil.
- 2.) Sowohl für die Latenzzeit als auch für das Maximum der Reaktion zeigt sich eine zunehmende Phasenverschiebung. Bei dem abgebildeten On-Zentrum-Neuron zum Beispiel entspricht bei einer Frequenz von einem Hertz das Maximum der Reaktion der maximalen Leuchtdichte. Demgegenüber ist bei einer Frequenz von 5 Hertz die maximale Entladungsrate gegenüber der maximalen Helligkeit um etwa $\pi/2$ verschoben.

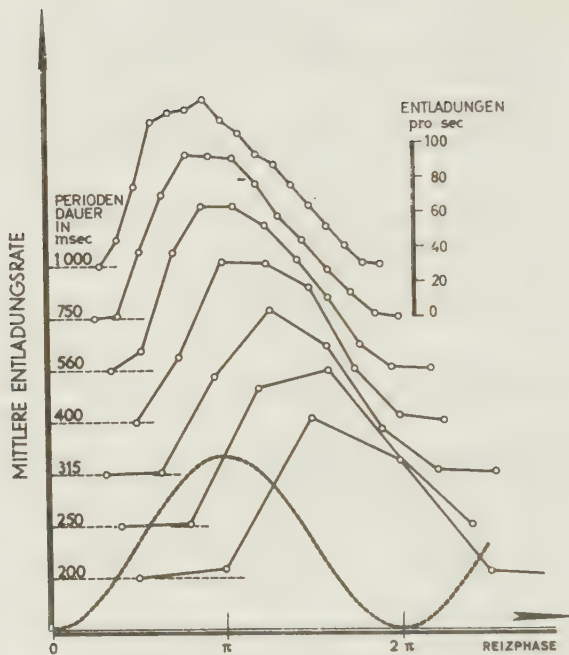


Abb. 9 Verlauf der Entladungsfrequenz eines On-Zentrum-Neurons bei Sinuslichtperioden verschiedener Frequenz.

Das Feldzentrum eines On-Zentrum-Neurons wurde mit einem punktförmigen Lichtreiz ($d = 1,5^\circ$, $L_0 = 32,7$ asb, $m = 98\%$) sinusförmig belichtet. Die Leuchtdichte des Hintergrundes betrug $0,7$ asb.

Die gestrichelte Linie zeigt die Leuchtdichteänderung an. Jede der ausgezogenen Kurven bezeichnet die mittlere Entladungsrate für eine bestimmte Dauer der Sinuslichtperiode, die links zu Beginn jeder Kurve angegeben ist. Die Kurven sind der Übersichtlichkeit halber übereinander gezeichnet. Eine Skala für die mittlere Entladungsrate befindet sich auf der rechten Seite der Zeichnung.

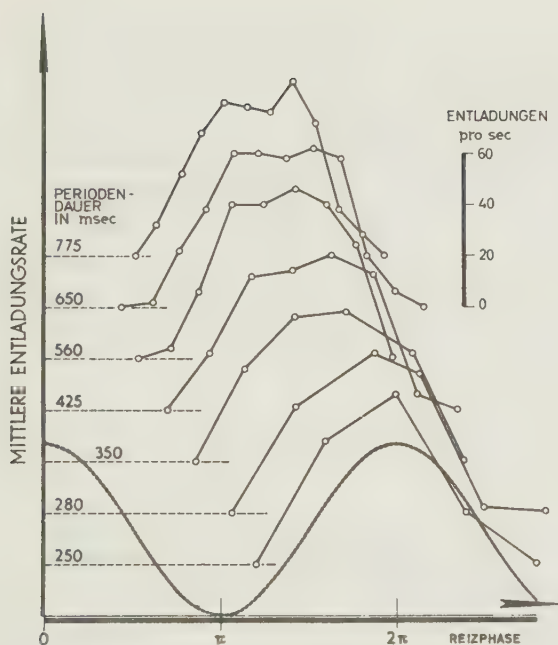


Abb. 10 Verlauf der Entladungsfrequenz eines Off-Zentrum-Neurons bei Sinuslichtperioden verschiedener Frequenz.

Das Feldzentrum eines Off-Zentrum-Neurons wurde mit einem punktförmigen Lichtreiz ($d = 1,5^\circ$, $L_0 = 32,4$ asb, $m = 99\%$) sinusförmig belichtet. Die Leuchtdichte des Hintergrundes betrug 0,4 asb.

Die Abbildungstechnik ist die gleiche wie in Abbildung 9.

3.3 Abhängigkeit der mittleren Entladungsrate von der Modulationsfrequenz des Sinuslichts

Um Aussagen über die Übertragungseigenschaften eines Systems zu machen, wird in der Technik der Amplitudenfrequenzgang dieses Systems untersucht. Man benutzt einen sinusförmigen Eingang und trägt das Verhältnis der Ausgangsamplitude zur Eingangsamplitude über dem Logarithmus der Frequenz ab. Wir haben bei einigen Opticusneuronen die mittlere Entladungsrate in Abhängigkeit von der Reizfrequenz dargestellt. Diese Größe entspricht nicht dem Amplitudenfrequenzgang, sie wird im folgenden als neuronaler Frequenzgang bezeichnet. Es wurden verschiedene Reizmuster benutzt, mittlere Leuchtdichte und Modulationsgrad wurden ebenfalls variiert.

3.31 Der neuronale Frequenzgang in Abhängigkeit von der Reizfeldgröße

Bei Belichtung des rezeptiven Feldzentrums mit Sinuslicht steigender Frequenz ergibt sich für On- und Off-Zentrum-Neurone folgendes Verhalten: die mittlere Entladungsrate steigt zunächst an, erreicht ein Maximum bei 5 - 15 Hz und fällt dann wieder ab. Diese Kurven entsprechen dem bei Reizung mit Rechteckreizen gefundenen Verhalten der Neurone (GRÜSSER und CREUTZFELDT 1957). Bei einigen Neuronen wich die Form der Kurve von der hier beschriebenen ab: im niedrigen Frequenzbereich zeigte sich entweder kein Anstieg oder sogar zunächst ein leichter Abfall der mittleren Entladungsrate.

Bei Reizung mit diffusem Sinuslicht ergaben sich folgende Unterschiede zum Reiz des Feldzentrums (Abb. 11, 12):

- 1.) das Maximum der mittleren Entladungsrate war nach rechts verschoben, lag also bei höheren Frequenzen;
- 2.) die Differenz zwischen dem Maximum der mittleren Entladungsrate und ihrem Wert bei den niedrigsten Frequenzen war größer, der initiale Anstieg der Kurve also steiler;

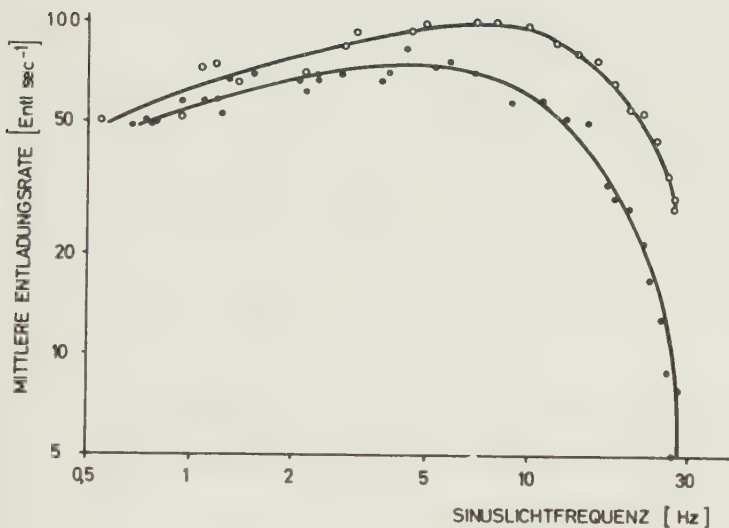


Abb. 11 Neuronaler Frequenzgang eines Off-Zentrum-Neurons bei punktförmiger Belichtung seines Feldzentrums und bei diffuser Belichtung.

Punkte: punktförmiger Lichtreiz ($d = 1,5^\circ$) im Zentrum des rezeptiven Feldes.

Kreise: diffuse Belichtung des gesamten Schirmes.

Die eingezeichneten Werte sind Mittelwerte aus jeweils 5 - 10 Sinuslichtperioden, bei Frequenzen über 10 Hz wurden die Entladungen über eine Sekunde ausgezählt.

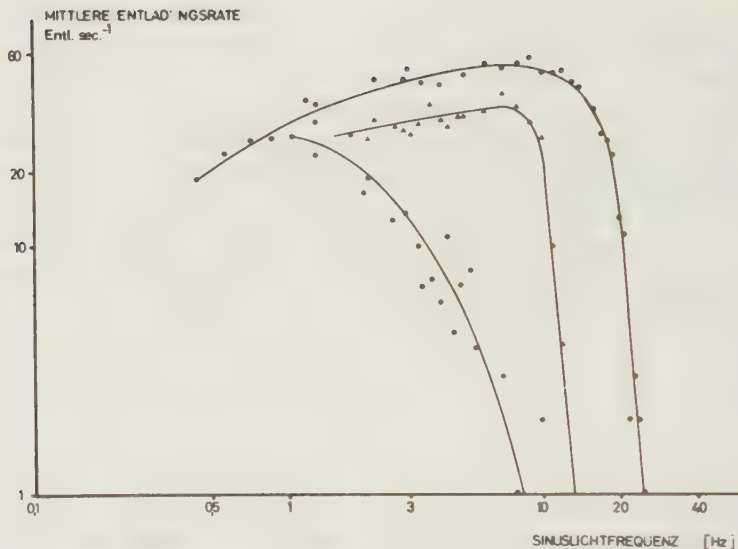


Abb. 12 Neuronaler Frequenzgang eines On-Zentrum-Neurons bei verschiedenen Reizmustern.

Punkte: Ein Lichtpunkt ($d = 1,5^\circ$, $L_0 = 28,5$ asb, $m = 88\%$) wurde in das Zentrum des rezeptiven Feldes projiziert.

Dreiecke: Ein gleichgroßer konstanter Lichtpunkt (112 asb) beleuchtete das Feldzentrum, während die Peripherie mit einem ringförmigen Lichtreiz ($d_I = 6^\circ$, $d_A = 26^\circ$, $L_0 = 28,5$ asb, $m = 88\%$) sinusförmig belichtet wurde.

Kreise: Der gesamte Schirm wurde sinusförmig diffus belichtet ($L_0 = 28,5$ asb, $m = 88\%$).

3.) der absolute Wert für das Maximum lag höher als bei selektiver Belichtung des Feldzentrums.

Bei der Analyse des Verlaufs der Entladungsfrequenz im ersten Teil dieser Arbeit zeigte sich, daß sich hemmende und erregende Prozesse sowohl bei Belichtung des Feldzentrums als auch bei Belichtung der Feldperipherie abspielen. Dabei überwiegen im Feldzentrum die erregenden, in der Peripherie die hemmenden Prozesse. Nimmt man an, daß die Hemmung schon bei niedrigeren Frequenzen abfällt als die Erregung, dann ergeben sich bei der Summation von Hemmung und Erregung die von uns gefundenen Kurven für die mittlere Entladungsrate. Belichtung mit diffusum Licht führt zu einer stärkeren initialen Dämpfung als selektive Belichtung des Feldzentrums, da die zusätzliche Belichtung der Feldperipherie zu einer Zunahme der inhibitorischen Prozesse führt, die sich im niederfrequenten Bereich stärker auswirken.

Ein Neuron (Abbildung 13) wurde mit punktförmigen Lichtreizen von 0,9 Grad bis 7,7 Grad Durchmesser gereizt. Die Befunde, die wir beim Vergleich von punktförmigen Lichtreizen mit diffusen Reizen erhielten, wurden durch dieses Experiment bestätigt. Mit zunehmender Punktgröße erhöhte sich das Maximum der mittleren Entladungsrate und wurde in höherfrequente Bereiche verschoben. Bei Reizdurchmessern von 2,7 Grad bis 6,4 Grad zeigen die Kurven eine starke Dämpfung bei 4 Hertz, die auf den hemmenden Einfluß der Peripherie zurückzuführen ist.

Ein weiteres Beispiel für die Abhängigkeit der neuronalen Reaktion von der Lage des Lichtreizes im rezeptiven Feld zeigt Abbildung 14. Die durchgezogenen Kurven zeigen die mittlere Entladungsrate bei Belichtung des Feldzentrums, die gestrichelte Kurve erhielten wir bei Belichtung der Peripherie. Auch diese Kurve weist die zu erwartende starke Depression im Niederfrequenzbereich auf.

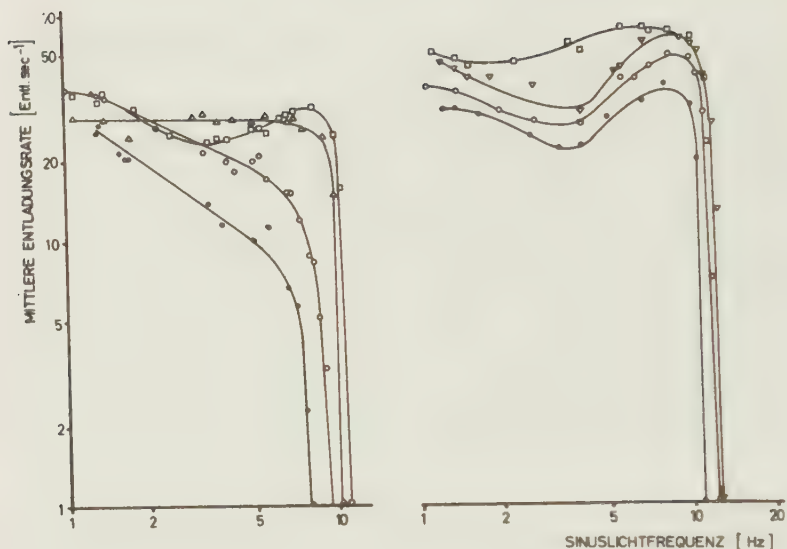


Abb. 13 Neuronaler Frequenzgang eines Off-Zentrum-Neurons in Abhängigkeit von der Größe des Lichtreizes (gleiches Neuron wie Abb. 8).

Es wurden Lichtpunkte ($L_0 = 36,3$ asb, $m = 94\%$) verschiedener Größe nacheinander in das rezeptive Feld eines Off-Zentrum-Neurons projiziert. Die Kurven der linken Seite zeigen die Reaktion auf die kleineren, die der rechten Seite auf die größeren Lichtreize.

Reizpunktgröße:	links	rechts
Punkte	$0,9^\circ$	$3,2^\circ$
Kreise	$1,1^\circ$	$4,6^\circ$
Dreiecke	$1,9^\circ$	$6,4^\circ$
Rechtecke	$2,7^\circ$	$7,7^\circ$

Die Leuchtdichte des Hintergrunds betrug $2,3$ asb.

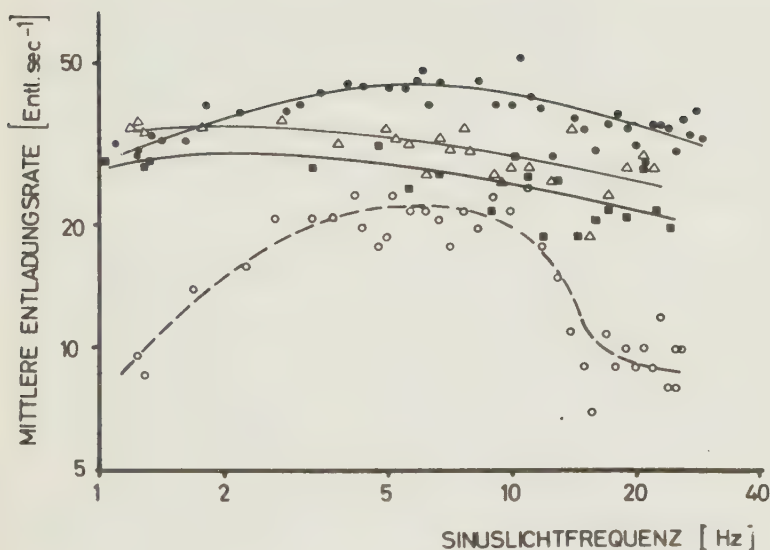


Abb. 14 Neuronaler Frequenzgang eines On-Zentrum-Neurons bei Änderung der mittleren Leuchtdichte sowie bei sinusförmiger Belichtung der Feldperipherie.

Die durchgezogenen Kurven zeigen die mittlere Entladungsrate bei Belichtung des Feldzentrums mit einem punktförmigen Lichtreiz ($d = 1,5^\circ$). Die mittlere Leuchtdichte wurde durch Verschieben von Neutralfiltern variiert. Punkte: $L_0 = 18,7$ asb, $m = 99\%$; Dreiecke: $L_0 = 3,0$ asb, $m = 77\%$; Rechtecke: $L_0 = 1,9$ asb, $m = 63\%$.

Die gestrichelte Kurve zeigt die mittlere Entladungsrate bei sinusförmiger Belichtung der Feldperipherie mit einem Licht-ring ($d_I = 2,3^\circ$, $d_A = 5,8^\circ$, $L_0 = 18$ asb, $m = 99\%$). Die Leuchtdichte des Hintergrundes betrug $0,7$ asb.

3.32 Neuronaler Frequenzgang in Abhängigkeit von mittlerer Leuchtdichte und Modulationsgrad

An einzelnen Neuronen wurde die Abhängigkeit des neuronalen Frequenzganges von der mittleren Leuchtdichte und vom Modulationsgrad untersucht. Abbildung 14 zeigt die Abhängigkeit der mittleren Entladungsrate von der Reizfrequenz bei variabler mittlerer Leuchtdichte und variablem Modulationsgrad. Die Kurven decken sich im Niederfrequenzbereich und gehen im Hochfrequenzbereich auseinander.

Variiert man mittlere Leuchtdichte und Modulationsgrad des Sinuslichts so, daß dessen absolute Amplitude konstant bleibt, dann erhält man Kurven wie die in den Abbildungen 15, 16 und 17 gezeigten. Es wurde ein Lichtpunkt in das Feldzentrum projiziert, dessen Leuchtdichte sinusförmig moduliert wurde. Ein zweiter Lichtpunkt gleicher Größe und konstanter Helligkeit wurde auf diesen Punkt projiziert. Die Leuchtdichte dieses Punktes wurde durch Verschieben von Neutralfiltern variiert. Dadurch änderten sich Modulationsgrad und mittlere Leuchtdichte des Sinuslichts, dessen absolute Amplitude blieb jedoch konstant. Die bisher unter diesen Bedingungen untersuchten Neurone zeigten kein einheitliches Verhalten.

KELLY (1964) hat in subjektiven Flimmerlichtuntersuchungen, auf die in der Diskussion noch näher eingegangen wird, festgestellt, daß bei konstanter absoluter Amplitude die Amplitudenfrequenzgangkurven sich im höherfrequenten Bereich decken. Eine vergleichbare Reaktion zeigt lediglich das in Abbildung 17 dargestellte Neuron.

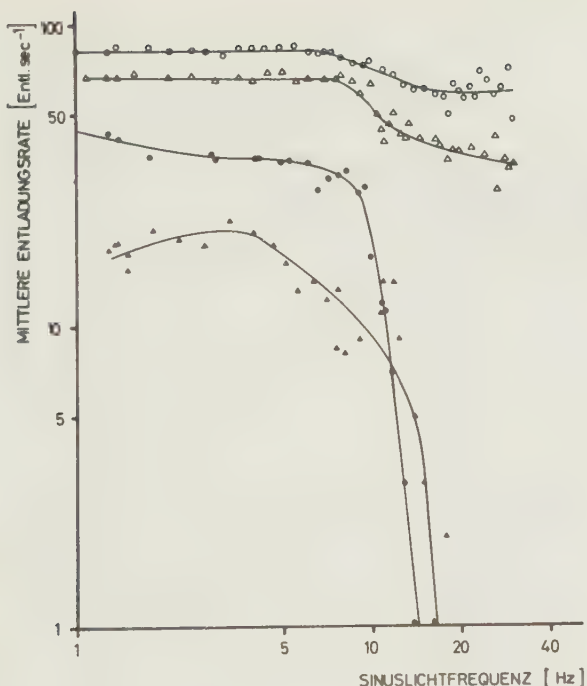


Abb. 15 Neuronaler Frequenzgang eines On-Zentrum-Neurons bei Änderung der mittleren Leuchtdichte und des Modulationsgrades (gleiches Neuron wie Abb. 9).

Es wurde ein Lichtpunkt ($d = 1,3^\circ$) in das Zentrum des rezeptiven Feldes projiziert. Die Leuchtdichte dieses Punktes wurde sinusförmig moduliert. Ein zweiter, konstanter Lichtpunkt gleicher Größe wurde auf diesen Punkt projiziert. Die Leuchtdichte dieses Punktes wurde durch Verschieben von Neutralfiltern variiert. Dadurch wurden die mittlere Leuchtdichte und der Modulationsgrad des Lichtreizes verändert. Die Hintergrundleuchtdichte betrug 0,3 asb.

Kreise:	$L_0 = 32,3$ asb	$m = 99\%$
offene Dreiecke:	$L_0 = 35,3$ asb	$m = 91\%$
Punkte:	39,3	82
gefüllte Dreiecke:	45,3	71

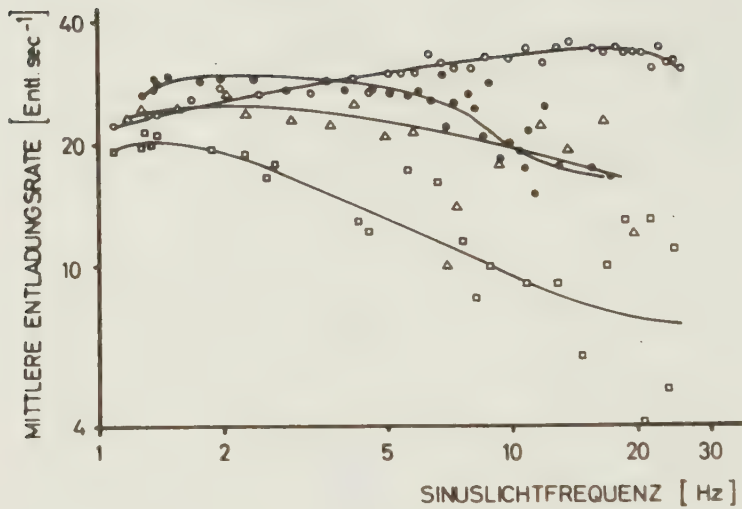


Abb. 16 Neuronaler Frequenzgang eines Off-Zentrum-Neurons bei Änderung der mittleren Leuchtdichte und des Modulationsgrades (gleiches Neuron wie Abb. 10).

Reiztechnik siehe Abb. 15.

Punkte:	$L_0 = 34,3$ asb	$m = 99\%$
Kreise:	36,3	94
Dreiecke:	40,3	85
Rechtecke:	47,3	72

Durchmesser des Lichtpunktes: $1,3^\circ$

Hintergrundleuchtdichte: 0,3 asb.

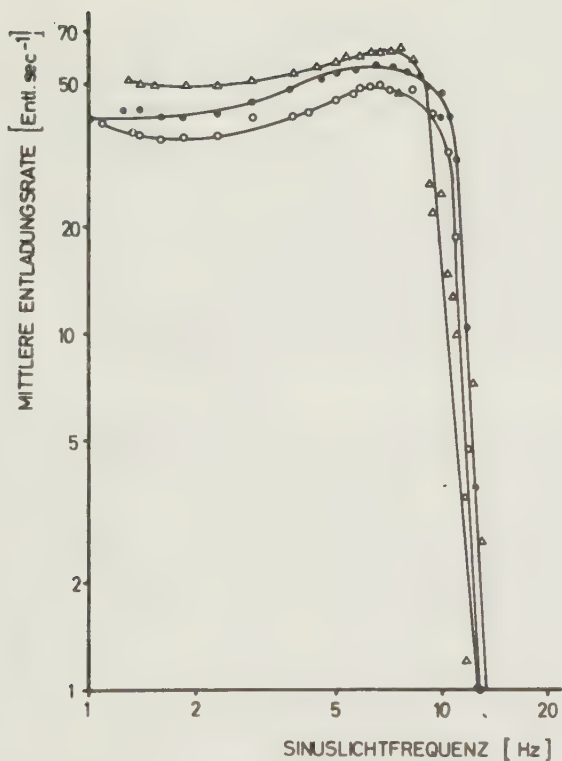


Abb. 17 Neuronaler Frequenzgang eines Off-Zentrum-Neurons bei Änderung der mittleren Leuchtdichte und des Modulationsgrades

Reiztechnik siehe Abb. 15.

Punkte: $L_0 = 32,7$ asb $m = 98\%$

Kreise: 39,7 81

Dreiecke: 45,7 70

Durchmesser des Lichtpunkts: $1,3^\circ$

Hintergrundleuchtdichte: 0,7 asb.

3.4 Phasenverzögerung

Unter Phasenverschiebung versteht man die zeitliche Verzögerung des Amplitudenmaximums des Ausgangs gegenüber dem des Eingangs. Sie wird in der Technik gemessen, um die Übertragungseigenschaften eines Systems zu beschreiben. Bei der Art unserer Registrierung und Auswertung war es sehr schwierig, die maximale Entladungsrate pro Sinuslichtperiode zu bestimmen. Wir haben deshalb die Latenzzeit als Maß für die Phasenverschiebung benutzt. Bei einem Off-Zentrum-Neuron (Abbildung 18) wurde auch die Verzögerung des Erregungsmaximums gegenüber dem Reizmaximum gemessen. Bei linearer Abtragung verlief die Kurve etwa parallel zu der der Latenzzeit.

Wir haben sowohl die Erregungs- als auch die Hemmungslatenz gemessen und in Winkelgrad abgetragen (siehe Methodik). In Abbildung 18 bezeichnet die untere Kurve die Erregungs-, die obere die Hemmungslatenz. Beide Kurven verlaufen im Bereich von 1 - 7 Hertz linear. Die Erregungslatenz nimmt im Niederfrequenzbereich schneller zu als die Hemmungslatenz.

Abbildung 19 zeigt die Phasenverschiebung eines On-Zentrum-Neurons. Die Hemmungslatenz nimmt im gesamten untersuchten Bereich linear zu, die Erregungslatenz nur bei höheren Reizfrequenzen. In diesem Bereich laufen die beiden Kurven parallel, während bei niedrigen Frequenzen die Phasenverschiebung der Erregung schneller zunimmt als die der Hemmung.

Abbildung 20 zeigt die Phasenverschiebung des gleichen Neurons bei variabler mittlerer Leuchtdichte und variablem Modulationsgrad. Die Kurve ganz oben und die Kurve ganz unten sind ohne Werte eingezeichnet und entsprechen den in Abbildung 19 gezeigten Kurven. Bei Erhöhung der mittleren Leuchtdichte und Verminderung des Modulationsgrads steigen die Erregungslatenzen steiler an, während sich die Kurven für die Hemmungslatenzen parallel nach

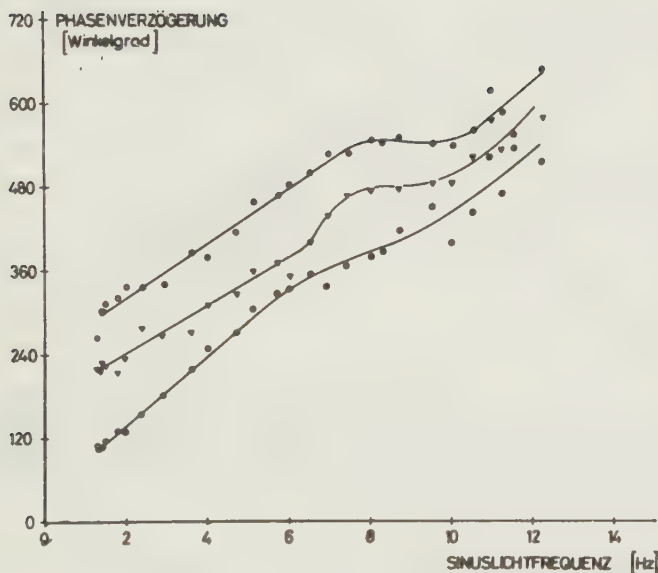


Abb. 18 Phasenverschiebung eines Off-Zentrum-Neurons
(gleiches Neuron wie Abb. 10 und 16).

Reizparameter siehe Abb. 10.

Gemessen wurde die Latenzzeit vom Punkt der größten Leuchtdichte bis zum ersten Spike (Latenz der Erregung, Punkte) und bis zum letzten Spike (Latenz der Hemmung, Kreise), sowie die Zeit bis zum Maximum der mittleren Entladungsrates (Dreiecke). Die gemessenen Zeiten wurden in Winkelgrad umgerechnet. Jeder eingetragene Wert entspricht einem Mittelwert aus 5 - 10 Sinuslichtperioden.

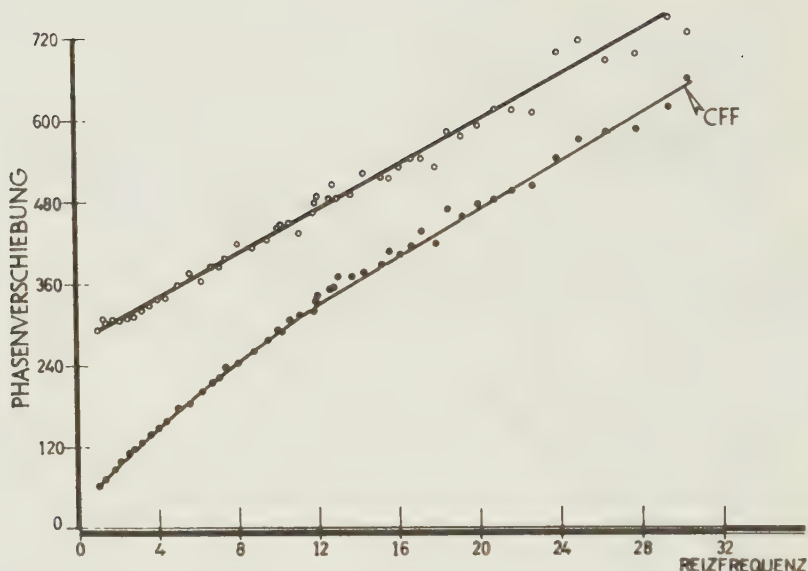


Abb. 19 Phasenverzögerung eines On-Zentrum-Neurons.

Das Zentrum des rezeptiven Feldes eines On-Zentrum-Neurons wurde mit Punktlichtreiz ($d = 1,5^\circ$, $L_0 = 32,7$ asb, $m = 98\%$) sinusförmig belichtet. Die Leuchtdichte des Hintergrundes betrug $0,7$ asb.

Gemessen wurde die Latenzzeit vom Punkt der geringsten Leuchtdichte bis zum ersten Spike (Latenz der Erregung, Punkte) und bis zum letzten Spike (Latenz der Hemmung, Kreise) der zu einer Sinuslichtperiode gehörenden Entladungsgruppe. Diese gemessenen Latenzzeiten wurden in Winkelgrad umgerechnet. Die errechneten Werte wurden als Maß für die Phasenverschiebung abgetragen.

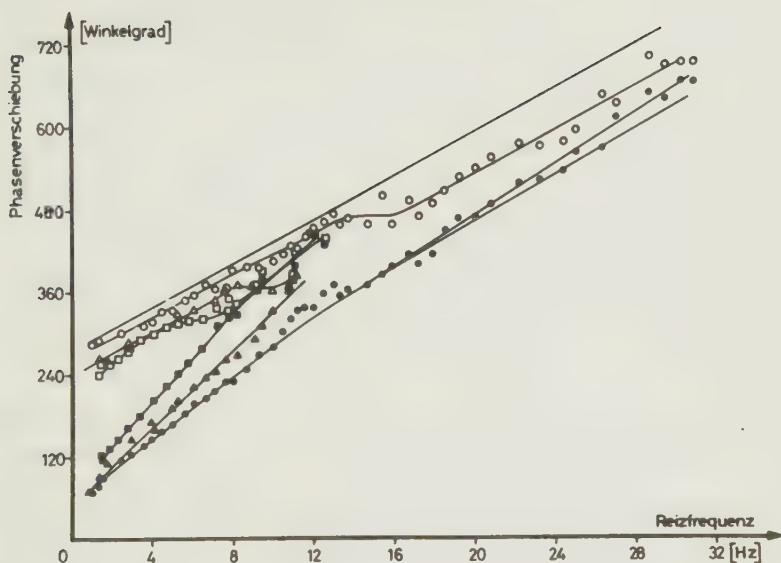


Abb. 20 Phasenverzögerung eines On-Zentrum-Neurons bei Änderung der mittleren Leuchtdichte und des Modulationsgrades.

Gleiches Neuron und gleiche Technik wie Abb. 19. Die Kurve ganz oben und die Kurve ganz unten entsprechen den in Abb. 19 gezeigten Kurven. Für diese beiden Kurven wurden der Übersichtlichkeit halber keine Werte eingezeichnet.

Modulationsgrad und mittlere Leuchtdichte des Lichtreizes wurden verändert. Die ausgefüllten Symbole stehen für die Erregungslatenz, die offenen Symbole für die Hemmungslatenz.

Kurven ohne Symbole: $L_0 = 32,7$ asb $m = 98\%$

Kreise: 35,7 90

Dreiecke: 39,7 81

Rechtecke: 45,7 70

unten verschoben. In den Hemmungslatenzkurven tritt ein Knick auf; in einem umschriebenen Frequenzbereich bleibt die Phasenverschiebung gleich, anstatt weiter zuzunehmen. Dieser Knick verschiebt sich bei Erhöhung der mittleren Leuchtdichte und Erniedrigung des Modulationsgrads zu niedrigeren Frequenzen.

4.0 DISKUSSION

4.1 Verlauf der Entladungsfrequenz

In einem linearen System ist bei sinusförmigem Eingang auch ein sinusförmiger Ausgang zu erwarten. Unsere Untersuchung des Verlaufs der Entladungsfrequenz auf Sinuslichtreize niedriger Frequenz hat deutlich Nichtlinearität ergeben. Wir stimmen überein mit BORNSCHEIN (1962), der die Leuchtdichte linear mit verschiedener Anstiegssteilheit veränderte, mit ENROTH-CUGELL und JONES (1963), die die Leuchtdichte exponentiell variierten, und mit CLELAND und ENROTH-CUGELL (1966), die ebenso wie wir Sinuslicht benutzten.

BORNSCHEIN (1962) benutzte für seine Untersuchungen diffuses Licht mit linearem Anstieg und Abfall der Leuchtdichte. Für On-Zentrum-Neurone beschrieb er bei Belichtung eine anfänglich starke Zunahme der Entladungsrate, der bei hoher Leuchtdichte eine Entladungspause folgte. BORNSCHEIN vermutete, daß dieses Entladungsmuster durch Interaktion von Erregung und Hemmung aus Zentrum und Peripherie des rezeptiven Feldes bedingt war, konnte aber, da er nur mit diffusem Licht arbeitete, diese Vermutung nicht beweisen. Unsere Versuche haben gezeigt, daß bei zunehmender Leuchtdichte in der Peripherie des rezeptiven Feldes eine deutliche Hemmung des On-Zentrum-Neurons eintrat. Die sehr hohe initiale Entladungsrate sowie die Entladungspause, die besonders deutlich bei Rechteckreizen auftreten, lassen sich durch die Ähnlichkeit des von BORNSCHEIN benutzten Reizmodus mit Rechteckreizen erklären. Auch bei seinen linear zunehmenden Reizen tritt ein initialer Reizsprung auf; dieser kann bei hoher Leuchtdichte zu einer Reaktion auf Rechteckreize ähnlichen Verlauf der Entladungsfrequenz führen.

Bei Verdunklung reagierten die von BORNSCHEIN untersuchten On-Zentrum-Neurone mit einer deutlichen Hemmung. Bei Verlangsamung des Belichtungsabfalls kam es häufig zu einem Durchbruch einer aus einigen Spikes bestehenden Impulsgruppe nach der initialen Entladungspause. Dieser "Inseleffekt" ist nach unseren Befunden ebenfalls auf den Einfluß der Peripherie des rezeptiven Feldes zurückzuführen, denn Verdunklung der Peripherie allein führte zu einer Erregung des On-Zentrum-Neurons. Bei selektiver Verdunklung des Feldzentrums trat bei unseren Versuchen keine Aktivierung auf. Auch die Befunde BORNSCHEINs bei Off-Zentrum-Neuronen entsprechen unseren Ergebnissen. Zunahme der Leuchtdichte führte zu einer Hemmung des Off-Zentrum-Neurons, Abnahme der Leuchtdichte zu einer allmählichen Zunahme der Entladungen. Die Steilheit der Zunahme der Entladungsfrequenz entsprach der Steilheit der Leuchtdichteabnahme. BORNSCHEIN wertete diese Reaktion als eindeutige Information über den relativen zeitlichen Reizgradienten.

Diesen neurophysiologischen Befunden entsprechen sinnesphysiologische Ergebnisse BORNSCHEINs (1962), denen zufolge der Zeitgradient des Belichtungsabfalls sicherer erkannt wird als der des Belichtungsanstiegs. Wir fanden bei Leuchtdichtezunahme Prozesse mit kurzer Zeitkonstante, bei Leuchtdichteabnahme Prozesse mit langer Zeitkonstante; auch diese Befunde lassen sich mit den subjektiven Ergebnissen BORNSCHEINs gut vereinbaren.

ENROTH-CUGELL und CLELAND (1966) fanden bei ihren Sinuslichtuntersuchungen ebenfalls eine asymmetrische Reaktion beider Neuronensysteme. Der Unterschied, den wir zwischen On- und Off-Zentrum-Neuronen in bezug auf die Zeitkonstante des Anstiegs und Abfalls der Entladungsrate gefunden haben, wird von ihnen jedoch nicht angegeben. ENROTH-CUGELL und CLELAND arbeiteten allerdings wie BORNSCHEIN mit diffusem Licht.

Im Gegensatz zu der von uns und den bisher genannten Autoren gefundenen Nichtlinearität der neuronalen Reaktion auf niederfrequente Sinuslichtreize teilen HUGHES und MAFFEI (1965) mit, daß bei der Mehrzahl der von ihnen untersuchten Neurone der Verlauf der Entladungsfrequenz dem des Sinusreizes sehr ähnlich war. Für diese Befunde sind folgende Erklärungen möglich:

1.) Es wurden sehr niedrige Leuchtdichten benutzt (< 1 Lux), die eventuell zu einer dem Sinus angenäherten Reaktion führen.
2.) Die Kurven der Abbildungen, die dem Sinus am ehesten entsprechen, beziehen sich auf sehr niedrige Reizfrequenzen, die wir nicht untersucht haben ($0,05 \text{ sec}^{-1}$) und auf Frequenzen über 5 sec^{-1} , bei denen auch wir eine annähernd symmetrische Entladungsform fanden.

3.) Es wurden nur diffuse Lichtreize benutzt.

4.2 Neuronaler Frequenzgang

Unsere Frequenzganguntersuchungen zeigen einige Mängel. Es wurde nicht, wie in der Technik üblich, der Amplitudenfrequenzgang untersucht, sondern die Abhängigkeit der mittleren Entladungsrate von der Reizfrequenz. Diese Größe nannten wir neuronalen Frequenzgang. Unser Registrier- und Auswerteverfahren machte es unmöglich, die Höhe der Amplitude der Reaktion eines Neurons exakt zu bestimmen.

Trotz dieser Einschränkung erlauben auch unsere Frequenzgangkurven einige Aussagen. Sie entsprechen den Befunden, die mit Rechteckreizen erhalten wurden (GRÜSSER und CREUTZFELDT 1957). Auch mit Rechteckreizen ergab sich eine maximale Entladungsrate bei etwa 10 Hertz und somit ein neurophysiologisches Korrelat zum Brücke-Effekt.

VARJU (1964) hat im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über die mittlere Pupillenweite auch die subjektive Helligkeit in Abhängigkeit von der Modulationsfrequenz eines Sinuslichtreizes untersucht. Er fand maximale Erhöhung der subjektiven Helligkeit bei einer Modulationsfrequenz von 1,5 Hertz. Abgesehen von der Vorverlagerung des Maximums entsprachen seine Kurven der subjektiven Helligkeit dem in dieser Arbeit beschriebenen Verhalten der mittleren Entladungsrate.

Subjektive Untersuchungen mit Sinuslichtreizen wurden ebenfalls durchgeführt von DE LANGE (1952, 1954, 1958) und KELLY. KELLY (1964) hat in einem Übersichtsreferat einen Teil dieser Befunde zusammengestellt. Es handelt sich um sogenannte "sensitivity modulation curves". Die Untersucher veränderten jeweils für eine bestimmte Frequenz den Modulationsgrad des Sinuslichts so, daß Flimmerfusion eintrat. KELLY unterscheidet "low frequency sensitivity" und "high frequency sensitivity". Bei Vergrößerung des Reizfeldes stellt er eine Abnahme der "low frequency sensitivity" fest. Bei niederfrequentem Sinuslicht muß also ein relativ hoher Modulationsgrad eingestellt werden, damit subjektiv eine Flimmerwahrnehmung auftritt. Da die Flimmerfusion von der Höhe der mittleren Entladungsrate abhängt (ENROTH 1952), lassen sich unsere Frequenzgangkurven mit den genannten Ergebnissen vergleichen. Wir erhielten ebenfalls im Niederfrequenzbereich eine Abhängigkeit der mittleren Entladungsrate von der Reizfeldgröße. Bei niedrigen Reizfrequenzen nahm die mittlere Entladungsrate wohl mit steigender Reizfeldgröße zu, die Zunahme war aber geringer als die des Maximums der Entladungsrate bei höheren Frequenzen. Würde man nicht die mittlere Entladungsrate, sondern die Amplitude der Reaktion gegen die Frequenz abtragen, so wäre dieser Effekt wahrscheinlich noch deutlicher. Dies ist ersichtlich aus Abbildung 7, die zeigt, daß sich bei Vergrößerung des Reizfeldes die zu einer Sinuslichtperiode gehörenden Entladungen über eine größere Zeit verteilen, infolgedessen bei gleicher mittlerer Entladungsrate das Amplitudenmaximum niedriger liegen muß.

Unsere Ergebnisse sowie die erwähnten subjektiven Befunde von DE LANGE und KELLY lassen sich durch eine Theorie erklären, auf die hier noch einmal näher eingegangen werden soll. Untersuchungen von WUTTKE und GRÜSSER (1966) haben wahrscheinlich gemacht, daß die Organisation des rezeptiven Feldes durch zwei sich überlagernde Prozesse, Erregung und Hemmung, zustande kommt. Beide Prozesse lassen sich durch Gaußkurven darstellen, deren Summation ein Überwiegen der Erregung im Feldzentrum und ein Überwiegen der Hemmung in der Feldperipherie ergibt. Nimmt man nun für diese beiden Prozesse einen verschiedenen Frequenzgang an, wobei die Hemmung schon bei niedrigerer Frequenz abfällt als die Erregung, so ergeben sich als Differenz der beiden Prozesse die von uns neurophysiologisch und von den erwähnten Untersuchern sinnesphysiologisch gefundenen Kurven.

Wenn sich die Retina linear verhält, dann ist ihre Reaktion nur von der sinusförmigen Komponente des Reizes, nicht vom Adaptationsgrad abhängig. Als Maß für die sinusförmige Komponente des Lichtreizes dient dessen absolute Amplitude (mL_0). KELLY (1964) fand sowohl für seine eigenen als auch für DE LANGEs Daten, daß die Flimmerfusion im Hochfrequenzbereich nur von der absoluten Amplitude abhängig war. Diese subjektiven Schwellenuntersuchungen ergeben also für den Hochfrequenzbereich lineares Verhalten der Retina. Eines der unter der Bedingung $mL_0 = \text{konstant}$ untersuchten Neurone zeigte bei hohen Reizfrequenzen auf alle Reize die gleiche Reaktion (Abbildung 17). Zwei andere Neurone (Abbildungen 15 und 16) zeigen jedoch entgegengesetztes Verhalten. KELLY's Hypothese läßt sich also durch neurophysiologische Untersuchungen an einzelnen Neuronen im überschwelligen Bereich nicht bestätigen.

5.0 ZUSAMMENFASSUNG

- 1.) Bei sinusförmiger Leuchtdichteänderung verschiedener Reizmuster wurden die Aktionspotentiale einzelner Fasern des Tractus opticus der Katze registriert.
- 2.) Der Verlauf der Entladungsfrequenz war bei Reizfrequenzen unter 5 Hertz nicht sinusförmig. On-Zentrum-Neurone reagierten bei sinusförmiger Belichtung ihres rezeptiven Feldzentrums auf Leuchtdichtezunahme mit steilem Anstieg und auf Leuchtdichteabnahme mit flachem Abfall ihrer Entladungsrate. Off-Zentrum-Neurone zeigten bei Leuchtdichteabnahme Anstieg ihrer Entladungsrate mit langer Zeitkonstante, bei Leuchtdichtezunahme Abfall der Entladungsrate mit kurzer Zeitkonstante.
- 3.) Belichtete man die Peripherie des rezeptiven Feldes sinusförmig, entsprach das Entladungsmuster der Neurone eines Systems dem der Neurone des antagonistischen Systems bei Belichtung des rezeptiven Feldzentrums.
- 4.) Die mittlere Entladungsrate stieg mit zunehmender Reizfrequenz zunächst an, erreichte ein Maximum bei etwa 10 Hertz und fiel dann wieder ab. Die Dämpfung der Kurve im Niederfrequenzbereich wurde mit zunehmender Reizpunktgröße größer.
- 5.) Die Phasenverzögerung der Reaktion gegenüber dem Reiz, gemessen an der Latenzzeit, nahm mit zunehmender Frequenz näherungsweise linear zu.

L I T E R A T U R

ADRIAN, E. D. and R. MATTHEWS:

The action of light on the eye.

J. Physiol., 63, 378 - 414 (1927)

J. Physiol., 64, 279 - 301 (1927)

J. Physiol., 65, 273 - 298 (1928)

BARLOW, H. B., FITZHUGH, R. and S. W. KUFFLER:

Change of organisation in the receptive fields
of the cat's retina during dark adaptation.

J. Physiol., 137, 338 - 354 (1957)

BORNSCHEIN, H.:

Die subjektive Unterscheidung zeitlicher
Gradienten optischer Reize.

Vision Res., 2, 463 - 467 (1962)

BORNSCHEIN, H.:

Der Einfluß zeitlicher Reizgradienten auf die
Impulsaktivität retinaler Neurone der Katze.

Pflügers Arch. ges. Physiol., 275, 478 - 494 (1962)

BROWN, K. T. and T. W. WIESEL:

Intraretinal recording with micropipette
electrodes in the intact cat eye.

J. Physiol., 149, 537 - 562 (1959)

CLELAND, B. and C. ENROTH-CUGELL:

Cat retinal ganglion cell responses to changing
light intensities: sinusoidal modulation in the
time domain.

Acta physiol. scand., 68, 365 - 381 (1966)

ENROTH, C.:

Mechanisms of flicker and fusion studied on single retinal elements in the dark adapted eye of the cat.

Acta physiol. scand., 27, Suppl. 100 (1952)

ENROTH-CUGELL, C. and R. W. JONES:

Responses of cat retinal ganglion cells to exponentially changing light intensities.

J. Physiol., 26, 894 - 907 (1963)

GRÜSSER, O.-J.:

Rezeptorpotentiale einzelner retinaler Zapfen der Katze.

Naturwissenschaften, 44, 522 (1957)

GRÜSSER, O.-J. und O. CREUTZFELDT:

Eine neurophysiologische Grundlage des Brücke-Bartley Effektes: Maxima der Impulsfrequenz retinaler und corticaler Neurone bei Flimmerlicht mittlerer Frequenzen.

Pflügers Arch. ges. Physiol., 263, 668 - 681 (1957)

GRÜSSER, O.-J. und A. GRÜTZNER:

Neurophysiologische Grundlagen der periodischen Nachbildphasen nach kurzen Lichtreizen.

Albrecht v. Graefes Arch. Ophthal., 160, 65 - 93 (1958)

GRÜSSER, O.-J. und RABELO, C.:

Reaktionen retinaler Neurone nach Lichtblitzen.

Pflügers Arch. ges. Physiol., 265, 501 - 525 (1958)

GRÜSSER, O.-J.:

Rezeptorabhängige Potentiale der Katzenretina
und ihre Reaktionen auf Flimmerlicht.
Pflügers Arch. ges. Physiol., 271, 511 (1960)

GRÜSSER, O.-J.:

Rezeptorabhängige R-Potentiale der Katzenretina.
in: Neurophysiologie und Psychophysik des
visuellen Systems.
Hrsg. R. JUNG und H. KORNHUBER.
Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg (1961)

HARTLINE, H. T.:

The responses of single optic nerve fibers of
the vertebrate eye to illumination of the retina.
Am. J. Physiol., 121, 400 - 414 (1938)

HARTLINE, H. K. and F. RATLIFF:

Inhibitory interaction of receptor units in the
eye of limulus.
J. Gen. Physiol., 40, 357 - 376 (1957)

HUBEL, D. H.:

Tungsten microelectrode for recording from
single units.
Science (N. Y.), 125, 549 - 550 (1957)

HUGHES, G. W. and L. MAFFEI:

Retinal ganglion cell response to sinusoidal
light stimulation.
J. Neurophysiol., 29, 333 - 352 (1966)

KELLY, D. H.:

Sine waves and flicker fusion.
Docum. ophthalm., 18, 16 - 35 (1964)

KUFFLER, S. W.:

Discharge patterns and functional organisation
of mammalian retina.

J. Neurophysiol., 16, 37 - 68 (1953)

DE LANGE, H. DZN.:

Relationship between critical flicker frequency
and a set of low frequency characteristics of
the eye.

J. opt. soc. Amer., 44, 380 - 389 (1954)

DE LANGE, H. DZN:

Research into the dynamic nature of the human
fovea-cortex systems with intermittent and
modulated light.

I. Attenuation characteristics with white and
colored light.

J. opt. soc. Amer., 48, 777 - 784 (1958)

LEVINSON, J. and L. D. HARMON:

Studies with artificial neurons.

III. Mechanisms of flicker-fusion.

Kybernetik, 1, 107 - 117 (1961)

MOTOKAWA, K., T. OIKAWA and K. TASAKI:

Receptor potential of vertebrate retina.

J. Neurophysiol., 20, 186 - 199 (1957)

WUTTKE, W. und O.-J. GRÜSSER:

Die funktionelle Organisation der receptiven Felder
von on-Zentrum-Neuronen der Katzenretina.

Pflügers Arch. ges. Physiol., 289, R 83 (1966)

VARJU, D.:

Der Einfluß sinusförmiger Leuchtdichteänderungen
auf die mittlere Pupillenweite und auf die
subjektive Helligkeit.

Kybernetik, 2, 33 - 43 (1963)

Herr Dr. Grüsser hat durch seinen Rat und seine Hilfe
viel zu dieser Arbeit beigetragen. Dafür danke ich
ihm auch an dieser Stelle sehr herzlich.

Lebenslauf.

Ich wurde am 27. 1. 1940 in Weiskirchen geboren.
Nach vier Jahren Grundschule besuchte ich das Einhard-
gymnasium in Seligenstadt. Dort bestand ich 1960 das
Abitur. Ich studierte zunächst in Mainz ein Semester
katholische Theologie, dann fünf Semester Medizin.
Auf das Physikum folgten zwei klinische Semester in
Frankfurt, dann weitere fünf Semester an der Freien
Universität Berlin. 1964 begann ich im Physiologischen
Institut der FU mit den Experimenten für diese
Dissertation. Im März 1967 beendete ich das Medizinische
Staatsexamen. Seit Mai 1967 arbeite ich als Medizinal-
assistent in der Neurophysiologischen Abteilung des
Physiologischen Instituts.

